

На правах рукописи

ПОЛЯНСКАЯ ТАТЬЯНА АРКАДЬЕВНА

**СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ
ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ ГРУППЫ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

03.02.01 – ботаника

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Казань, 2013

Работа выполнена на кафедре экологии Государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования
«Марийский государственный университет»

Научный консультант: заслуженный деятель науки РФ,
доктор биологических наук, профессор
Жукова Людмила Алексеевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Черемушкина Вера Алексеевна
(Центральный сибирский ботанический сад СО РАН)

доктор биологических наук, профессор
Гетманец Ирина Анатольевна
(ГОУ ВПО Челябинский
государственный педагогический
университет)

доктор биологических наук, профессор
Любарский Евгений Леонидович
(Казанский (Приволжский)
федеральный университет)

Ведущая организация: «ГОУ ВПО «Тверской
государственный университет»

Защита состоится «6» июня 2013 г. в часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при Казанском (Приволжском) федеральном университете» по адресу: 420008, Республика Татарстан, г.Казань, ул. Кремлевская, д.18.

Факс: (843) 238-71-21; (843) 231-52-40; email: attestat.otdel@kpfu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И.Лобачевского Казанского (Приволжского) федерального университета по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, д.18.

Автореферат разослан «__» _____ 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

Зелеев Р.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Бореальная эколого-ценотическая группа (ЭЦГ) является основным компонентом растительного покрова лесной зоны на значительной по площади территории и играет особую роль в сохранении типичной структуры коренных лесных сообществ (Сукачев, 1928б; Толмачев, 1954; Сочава, 1980, Пармузин, 1985; Восточно-европейские леса..., 2004 и др.)

В настоящее время сохранение биологического разнообразия рассматривается как один из необходимых факторов существования бореальных (таежных) лесов. Бореальные виды имеют обширные ареалы и играют существенную роль в растительном покрове России как доминанты и содоминанты древесного, кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов лесной растительности. В связи с сокращением площади таежных лесов особое значение приобретают исследования ценопопуляций (ЦП) бореальных растений с позиций популяционной биологии. Биоразнообразие ЦП травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов недостаточно изучено и освещено в литературе. До сих пор мало сведений об особенностях биоморфологии, фитоценотической приуроченности и популяционной структуре таежных видов, что определяет актуальность их изучения. Многие из них являются ценными лекарственными растениями, поэтому особое значение приобретает разработка мер эффективной охраны и рационального использования их природных популяций. Данные об особенностях структуры ценопопуляций необходимы для разработки мер эффективной их охраны и рационального использования ресурсов.

Таежные виды изучены нами в разных частях их ареалов. Выбранные территории (Европейская часть России и Урал) являются удобными модельными регионами, т.к. находятся в различных зонах и подзонах лесного пояса, на разной географической широте в различных климатических условиях и разной степени нарушенности растительного покрова.

Это позволило дать комплексную характеристику ЦП растений бореальной ЭЦГ, оценить их экологический, морфологический и популяционный потенциал.

Цель настоящей работы – изучить структуру, динамику, продуктивность и экологические особенности ЦП растений бореальной эколого-ценотической группы в лесной зоне Европейской России.

Задачи работы:

1. Оценить таксономическое и географическое разнообразие бореальных видов растений;
2. Дать экологические характеристики местообитаний ЦП исследуемых видов. Определить их диапазонные оценки по климатическим и почвенным факторам шкал Д.Н.Цыганова в разных частях ареала, их экологическую валентность и толерантность.

3. Представить биоморфологическую характеристику бореальной ЭЦГ, используя классификации Х. Раункиера и И.Г.Серебрякова;

4. Описать онтогенезы ряда неизученных и слабо изученных видов растений бореальной ЭЦГ;

5. Рассмотреть особенности морфологической и ритмологической поливариантности представителей этой группы на обследованных территориях;

6. Выявить специфику онтогенетической структуры ценопопуляций бореальных видов в разных частях ареала.

Положения, выносимые на защиту:

1. Высокая адаптивная способность представителей бореальной ЭЦГ в современном растительном покрове лесной зоны обусловлена широким спектром жизненных форм, структурным разнообразием, распространением вегетативно-подвижных форм и разных вариантов вегетативного размножения.

2. В условиях возрастающей антропогенной нагрузки важным механизмом поддержания устойчивости позиций бореальной ЭЦГ является поливариантность онтогенеза, проявляющаяся в биоморфологической неоднородности особей, в варьировании ритмов их сезонного и индивидуального развития, в изменении экологических позиций ЦП видов в разных частях их ареалов.

3. Интегральным показателем онтогенетического состава и перспектив развития ЦП является индекс восстановления, демонстрирующий соотношение численности подроста к общей численности ЦП. Он позволяет выявить угасающие ЦП ($J_{в.} = 0$), неустойчивые ЦП ($J_{в.} < 1$) и перспективные ($J_{в.} > 1$). Использование этой классификации дает возможность прогнозировать будущее ЦП и разрабатывать способы сохранения и восстановления ЦП бореальных видов.

4. Господство у бореальных видов молодых нормальных неполночленных ЦП, при частом отсутствии полночленных и регрессивных, свидетельствует о невозможности завершения больших популяционных волн в таежных лесах при возрастающем антропогенном стрессе.

Научная новизна работы. Впервые применён подход, позволяющий прогнозировать изменения состояния ЦП по соотношению подроста и взрослой части ЦП (по индексам восстановления и замещения). Предложена оригинальная классификация ЦП растений, отражающая особенности их самоподдержания (изменения их состояния.)

Впервые описаны онтогенезы 10 видов, уточнены характеристики онтогенетических состояний для 17 таежных видов, выделены онтогенетические состояния и признаки-маркеры; выявлены проявления морфологической и ритмологической поливариантности онтогенеза для 30 бореальных видов. Доказано разнообразие онтогенетической структуры и продуктивности ЦП модельной группы в разных частях ареалов. Впервые

для растений бореальной ЭЦГ исследовано экологическое разнообразие ЦП 30 видов растений на основе экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983). Впервые для *Cicerbita alpina* (L.) Wailr. и *Omalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. & F.Schultz определены, а для 28 бореальных видов уточнены потенциальные диапазоны по десяти экологическим факторам. Рассчитаны реализованные экологические валентности и индексы толерантности, составлены полиграммы фрагментов экологических ниш.

Теоретическая и практическая значимость работы. Выявлены популяционно-онтогенетические механизмы поддержания устойчивости ЦП и определенных позиций бореальной ЭЦГ в современном растительном покрове, местообитания для восстановления их ЦП. Данные о состоянии и структуре ЦП, их разделение на угасающие, неустойчивые и перспективные дают возможность разрабатывать эффективные рекомендации по сохранению и рациональному использованию ресурсов лекарственных и подлежащих охране растений. Они позволяют прогнозировать перспективы развития ЦП и использовать наиболее подходящие местообитания для их восстановления и сбора лекарственного сырья. Материалы исследований важны для организации мониторинга, могут быть применены для экологической оценки местообитаний, разработки мер по сохранению биоразнообразия конкретных территорий. Полученные результаты широко используются в лекционных курсах фитоценологии, популяционной экологии растений, ресурсоведению, при проведении учебно-полевых практик студентов по ботанике и экологии в МарГУ.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были представлены на научных конференциях в Марийском государственном университете (Йошкар-Ола, 1995-2009), Региональной научно-практической конференции «Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов» (Йошкар-Ола, 1998), семинаре ботаников Ассоциации заповедников и национальных парков «Средняя Волга» (1998), Третьих Вавиловских чтениях (Йошкар-Ола, 1999), Республиканской научно-практической конференции «Молодежь и охрана природы» (Йошкар-Ола, 1999), IV-ой молодежной конференции (Сыктывкар, 1999); Международной научной конференции «Изучение и охрана биологического разнообразия» (Пенза, 1999), I, II, III, V, VIII популяционных семинарах (Йошкар-Ола, 1997, 1998, 2000; Казань, 2001; Нижний Новгород, 2005), научно-практической конференции «Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия» (Чебоксары, 2000), на Всероссийском совещании по морфофизиологии (Сыктывкар, 2000), Международной конференции по систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А.Уранова (Москва, 2001), на VII и VIII Международных конференциях по морфологии растений, посвященных памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 2004, 2009), I, II, III, IV Всероссийских конференциях «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004; 2006; 2010;

Пушино, 2008), Международной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. (Казань, 2006), Всероссийской конференции «Изучение растительных ресурсов в Волжско-Камском крае» (Чебоксары, 2008), Международной конференции «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата» (Апатиты, 2009), Всероссийской конференции «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий» (Жигулевск, 2009), Международной конференции «Антропогенная трансформация природной среды» (Пермь, 2010), Всероссийской конференции «Отечественная геоботаника. Основные вехи и перспективы» (Санкт-Петербург, 2011), Международной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова: «Современные проблемы экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома, 2011), IV Всероссийской школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Уфа, 2012), Международной научной конференции «Биоразнообразие; проблемы изучения и сохранения» (Тверь, 2012).

Научные публикации по теме диссертации. По теме диссертации опубликована 91 работа, в том числе 12 статей в журналах, рекомендованных ВАК, две монографии.

Исследовательская работа выполнена при поддержке следующих грантов: Федеральной целевой программы «Интеграция» № С-106 «Оценка биологического разнообразия лесной растительности в типичном ландшафте задровской равнины в Республике Марий Эл», РФФИ № 01-04-48949 «Поливариантность онтогенеза и гетерогенность популяций», № 98-04-49294 «Пространственно-временная организация природных популяций растений», № 04-04-49152 «Экологические механизмы адаптаций растений к условиям среды и устойчивость популяций», № 07-04-0952 «Оценка роли экологического и морфофизиологического биоразнообразия в устойчивости популяций растений и сообществ»; при участии в хоздоговорных работах: «Биоразнообразие растительности лесных катен национального парка «Марий Чодра», 2002; «Структурное разнообразие ценопопуляций ряда видов лесных и луговых растений национального парка «Марий Чодра», 2002; «Геоботаническое картирование национального парка «Марий Чодра», 2007.

Декларация личного участия автора. Весь использованный в работе материал, который описан в диссертации, собран и изучен лично автором.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка использованных источников и 8 приложений. Материал изложен на 405 страницах, список литературы включает 1629 источников, из них 334 на иностранных языках. В работе содержится 97 рисунков и 103 таблицы.

ГЛАВА I. БОРЕАЛЬНАЯ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ГРУППА КАК ОБЪЕКТ ИЗУЧЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

В главе рассмотрена история изучения представителей бореальной ЭЦГ, материалы о происхождении группы, ее роли в современном растительном покрове. Оценен уровень изученности видов и группы в целом.

Распространение растений этой группы в северных лесах Европы, Сибири и Дальнего Востока и таксономическое изучение этих видов были начаты еще в конце XVIII века К. Линнеем (Linnaeus, 1753) и продолжены Декандром (De Candolle, 1838), А. Хердером (Herder, 1871), Ф. Хильдебрандтом (Hildebrandt, 1884), О. Друде (Drude, 1891), Д. Веленовским (Velenovsky, 1905), Е. Вармингом (Warming, 1912), Н.А. Бушем (1919), В. Тролем (Troll, 1924) и другими учеными в XIX веке. Проведенные в XX веке многочисленные работы относятся, в основном, к исследованиям по систематике, морфологии, хозяйственному использованию бореальных видов, в меньшей степени – по изучению экологических особенностей, фитоценологии, изучению онтогенеза и онтогенетической структуры ЦП.

Современный уровень трансформации таежных фитоценозов отражается на структуре ЦП видов, входящих в его состав, изменяется строение и функционирование. Поэтому оценка состояния ЦП возможна только в рамках популяционно-онтогенетического подхода, наиболее полно отражающего представление о ЦП как надвидовой структуре. Изучение экологических особенностей местообитаний, онтогенеза отдельных видов, способов самоподдержания, проявлений поливариантности онтогенеза, онтогенетической структуры, динамики и продуктивности ЦП позволяет оценить состояние ЦП вида не только в настоящий момент времени, но и сделать прогноз изменения ЦП в будущем под влиянием антропогенных факторов.

ГЛАВА II. ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В работе продолжено изучение бореальной эколого-ценотической группы (ЭЦГ) растений, выделенной О.В. Смирновой совместно с Л.Б. Заугольной на основе эколого-ценотических свит А.А. Ниценко (1969) и исторических свит Г.М. Зозулина (1970, 1973). Объектами исследования являются 90 видов растений бореальной ЭЦГ, принадлежащие к 36 семействам высших сосудистых растений. Большинство из них имеют обширные циркумбореальные ареалы, произрастают в самых разнообразных экологических условиях. **Детально изучены ЦП 30 видов, представляющих разные жизненные формы: кустарнички – черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и линнея северная (*Linnaea borealis* L.), полукустарничек – дерен шведский**

(*Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Asch. & Graebn.), **малолетники** – марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.), марьянник лесной (*Melampyrum sylvaticum* L.) и мерингия трехжилковая (*Moehringia trinervia* (L.) Clairv.), **многолетние травы: короткокорневищные** – герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.), сушеница норвежская (*Omalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. & F.Schultz), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), скерда сибирская (*Crepis sibirica* L.), фиалка двухцветковая (*Viola biflora* L.), фиалка Селькирка (*V. selkirkii* Pursh ex Goldie), цицербита альпийская (*Cicerbita alpina* (L.) Wailr.); **длиннокорневищные:** грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia* L.), грушанка малая (*P. minor* L.), грушанка средняя (*P. media* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt), мерингия бокоцветная (*Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl), незабудка лесная (*Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm.), одноцветка крупноцветковая (*Moneses uniflora* (L.) A.Gray), ортилия однобокая (*Orthilia secunda* (L.) House), подмаренник трехцветковый (*Galium triflorum* Michx.), соссурея альпийская (*Saussurea alpina* (L.) DC.), фиалка лысая (*Viola epipsila* Ledeb.), яснотка белая (*Lamium album* L.); **рыхлодерновинные** – ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd), **подземно-столоноклубнеобразующие:** адокса мускусная (*Adoxa moschatellina* L.), цирцея альпийская (*Circaea alpina* L.) и седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.)

Сбор полевого материала проводился в 1995-2011 гг. в различных частях ареалов таежных видов растений: в Мурманской, Архангельской, Нижегородской, Московской, Самарской и Челябинской областях, в Республиках: Марий Эл, Чувашия и Башкортостан.

В работе использованы методы популяционных исследований, приведенные в ряде работ (Работнов, 1950; Ценопопуляции растений ..., 1976, 1977; Harper, 1977; Динамика ценопопуляций растений, 1985; Изучение структуры ..., 1986; Подходы к изучению ..., 1987; Смирнова, 1987; Бигон и др., 1989; Жукова, 1995; Биологическое разнообразие ..., 2003). Для характеристики фитоценозов и определения экологических условий местообитаний в разных частях ареалов выбирали сообщества, в которые входили ЦП исследованных видов. В изученных фитоценозах сделаны геоботанические описания (ГБО) с использованием доминантного подхода, с учетом полного флористического состава, покрытия и обилия ЦП видов, входящих в фитоценоз. В работе использовано 1807 ГБО.

ГБО были обработаны с помощью программы EcoScaleWin с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983). Для выявления сходства или различия по отношению к климатическим и почвенным факторам, определены потенциальная (PEV) и реализованная экологическая валентности (REV). Виды этой ЭЦГ были исследованы по десяти факторам диапазонных экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) и вошли в монографию «Экологические шкалы и методы анализа экологического

разнообразия растений» (Экологические шкалы ..., 2010). Нами рассчитаны потенциальная и реализованная экологические валентности, индекс толерантности и коэффициент экологической эффективности. Потенциальная экологическая валентность вида (PEV) равна доле диапазона баллов (ступеней) конкретного вида ко всей шкале (Жукова, 2004а, б, в):

$$PEV = \frac{(A_{\max} - A_{\min} + 1)}{n},$$

где A_{\max} и A_{\min} – максимальные и минимальные значения баллов (ступеней) шкалы, занятых отдельным видом; n – общее число баллов (ступеней) в шкале; 1 – добавляется как 1-е деление шкалы, с которого по данному фактору начинается диапазон вида.

При проведении исследований конкретных ЦП в сообществе можно определить реализованную экологическую валентность (REV) по следующей формуле (Жукова, 2004а):

$$REV = \frac{(A_{\max} - A_{\min} + 0,01)}{n},$$

где A_{\max} и A_{\min} – максимальные и минимальные значения баллов (ступеней) шкалы, занятые конкретными ЦП на шкале; n – общее число баллов (ступеней) в шкале; 0,01 – добавляется как 1-е деление шкалы, с которого встречаются изученные ЦП.

Эффективность освоения экологического пространства вида конкретными ЦП оценивается при помощи коэффициента экологической эффективности ($K_{ec. eff}$) (Жукова, 2004а), вычисляемого по формуле:

$$K_{ec. eff} = \frac{REV}{PEV} \times 100 \%,$$

где PEV – потенциальная экологическая валентность, REV – реализованная экологическая валентность.

В основе распределения видов по фракциям валентности лежит экспертная оценка, согласно которой стеновалентными считаются виды, занимающие менее 1/3 шкалы, эвривалентными – более 2/3 шкалы, остальные виды – мезовалентными (Жукова, 2004а).

Для обследования ЦП в пределах каждого фитоценоза методом случайных чисел закладывали по десять площадок размером 50 x 50 см. Размеры площадок обусловлены размерами фитогенных полей наиболее крупных особей исследуемых видов (Изучение структуры ..., 1986). Набор необходимых биометрических показателей определялся спецификой жизненной формы растения. Нами использовались морфологические методы описания побегов и корневых систем, жизненных форм растений И.Г.Серебрякова (1952, 1954а, 1962). При определении онтогенетических состояний особей использовали концепцию дискретного описания

онтогенеза (Работнов, Уранов, 1975). Определение надземной и подземной фитомассы производили взвешиванием в воздушно-сухом состоянии на весах HL-100. Всего проанализировано 25074 особей. Общее количество морфометрических измерений растений составило 125370. Анализ надземной, подземной и общей биомассы был проведен на 20704 особях. Морфологическая поливариантность онтогенеза была проанализирована у 10462 особей.

В ходе работы вычислены общепринятые популяционные характеристики: плотность особей на 1 м², коэффициент возрастности (Уранов, 1975), индексы восстановления и замещения (Жукова, 1985; 1987). Для вегетативно-подвижных видов были вычислены: индекс восстановления и коэффициент возрастности. Для классификации ЦП использовали методы, разработанные, Л.А. Жуковой (1967), А.А. Урановым и О.В. Смирновой (1969), Л.А. Животовским (2001). Использована новая методика выделения угасающих, неустойчивых и перспективных ЦП.

При изучении ритмов сезонного развития применяли методы, разработанные И.Г. Серебряковым (1947; 1954); Н.В. Бейдеман (1974), Т.И. Серебряковой (1976). В течение вегетационного периода регистрировали фазы развития вегетативных и генеративных органов. В весенний период наблюдения проводили через 1-2 дня, летом и осенью – с интервалом 6-7 дней.

В работе использовали стандартные статистические методы (Закс, 1976; Биометрия, 1982; Шмидт, 1984; Зайцев, 1984); среднее арифметическое, ошибка среднего арифметического, медиана, мода, минимальное и максимальное значение в выборке, критерий Стьюдента, критерий χ^2 , ранговый коэффициент корреляции Спирмена, кластерный анализ, а также программы пакета Microsoft Office 2003 (Microsoft Word, Microsoft Excel), Statistica 6.0.

Латинские названия видов растений приведены по сводке С.К. Черепанова (1995).

ГЛАВА III. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ МОДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

В главе приводится краткая характеристика рельефа, климата, почв и растительности районов исследований. Наши исследования проводились в разных частях ареалов распространения бореальных (таежных) видов (рис. 1).

Одна из точек исследования лежит в гипоарктическом редколесно-таежном типе растительности (Хибины), вторая – в подзоне средней тайги, три точки – в подзоне подтайги, восточноевропейские подтипы, две – в приуральском подтипе подтайги, две – в подзоне широколиственных лесов, восточно-европейском подтипе, одна – в заволжском подтипе подзоны широколиственных лесов, две – в южно-уральском типе, редколесно-

широколиственно-лесном подтипе и одна — в гольцово-субальпийско-широколиственно-лесном подтипе южно-уральского типа растительности.

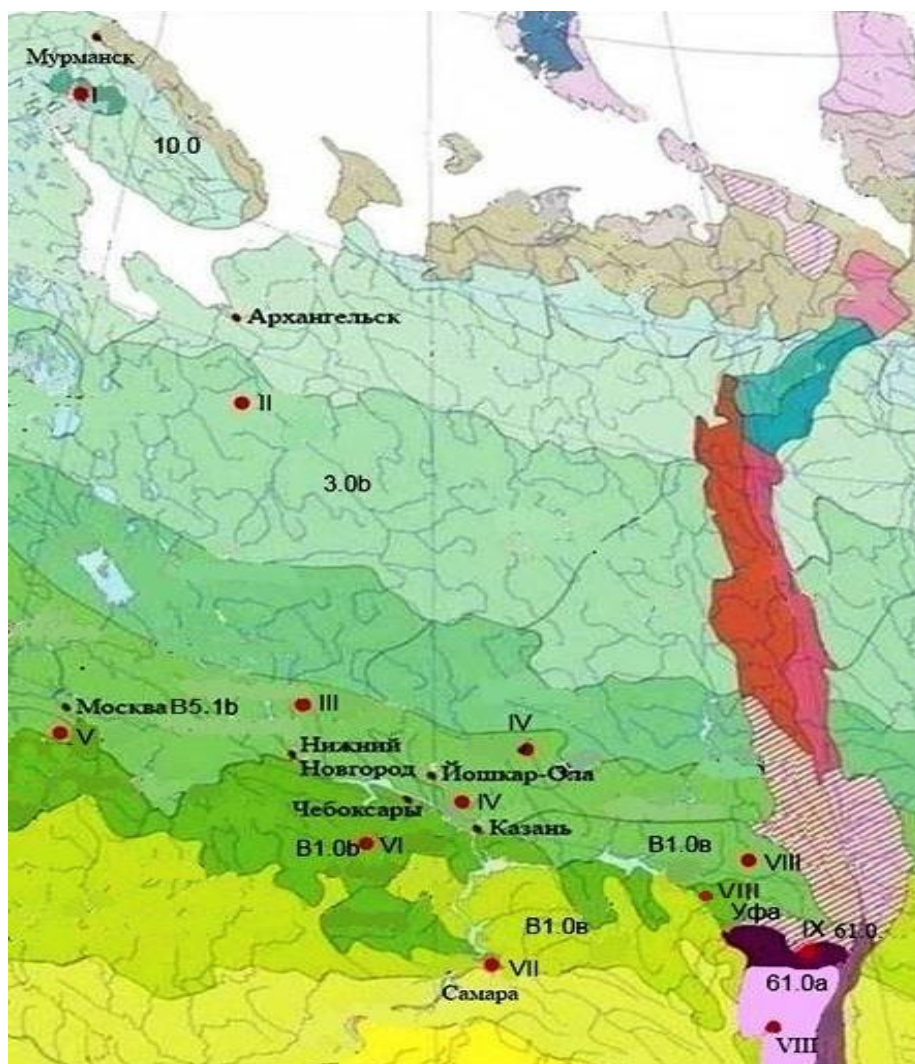


Рис. 1. Районы исследований: **I** — Полярно-альпийский ботанический сад (Мурманская область), **II** — Национальный парк «Кенозерский», г. Няндомы (Архангельская область); **III** — заказник «Кленовик» и г. Нижний Новгород (Нижегородская область), **IV** — Республика Марий Эл, **V** — Москва и Московская область, **VI** — заповедник «Присурский» (Республика Чувашия), **VII** — национальный парк «Самарская Лука» (Самарская область), **VIII** — Республика Башкортостан, **IX** — Челябинская область (типы растительности - по Г.Н. Огуревой, 1999).

Включение в работу столь разных регионов было необходимо для уточнения экологических характеристик видов бореальной ЭЦГ.

Некоторые характеристики климатов районов исследования (среднемесячные показатели самого холодного и теплого месяца и годовое количество осадков) даны в таблице 1.

Таблица 1. Некоторые климатические характеристики районов исследования

Район исследований	Средняя температура января (°С)	Средняя температура июля (°С)	Годовое количество осадков (мм)
Мурманская область	-11,6°	12,5°	900
Архангельская область	-12,0°-18,0°	16,0°-17,0°	564-597
Московская область	-10,0°-12,0°	18,0°-19,0°	550-650
Нижегородская область	-17,5°-19,0°	17,0°-19,0°	430- 610
Республика Марий Эл	-18,4°-19,4°	18,2°-18,9°	475-550
Чувашская Республика	-19,5°	19,5°	450-750
Самарская область	-13,0°	20,3°	500
Республика Башкортостан	-17,0°-19,0°	15,0-17,0°	574
Челябинская область	-15,0°	16,0°	350-375

ГЛАВА IV. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ ГРУППЫ

В главе дано общее представление об экологических шкалах, особенностях амплитудных шкал Л.Г. Раменского (Экологическая оценка 1956) и Д.Н. Цыганова (Цыганов, 1983), а также точечных европейских шкал Э. Ландольта (Landolt, 1977) и Г. Элленберга (Ellenberg et al., 1991); рассматривается возможность применения новых методов определения экологической валентности и толерантности видов с использованием амплитудных шкал (Жукова, 2004а, б, в; Экологические шкалы..., 2010).

Рассматриваются потенциальные и реализованные экологические амплитуды местообитаний, а также потенциальные и реализованные экологические валентности исследуемых ЦП в девяти регионах России по климатическим и почвенным шкалам и шкале освещенности-затенения (Цыганов, 1983). Экологическое разнообразие модельных видов растений оценивалось с помощью потенциальных (PEV) и реализованных (REV) экологических валентностей (Экологические шкалы ..., 2010). Большинство изученных ЦП модельных бореальных видов в различных районах произрастания этих видов существуют в довольно узких режимах климатических экологических факторов. В работе уточнены экологические характеристики по шкале континентальности климата (Kn) для *Viola selkirkii* и *Saussurea alpina*, по шкале континентальности климата (Kn) – для *Crepis sibirica* и по криоклиматической шкале (Cr) – для *Melampyrum sylvaticum*. По почвенным шкалам исследуемые ЦП занимают более широкие экологические диапазоны, чем предложенные Д.Н. Цыгановым (1983). По шкале увлажнения почв (Hd) уточнены экологические позиции для 20 бореальных видов: *Crepis sibirica*, *Myosotis sylvatica*, *Luzula pilosa* и *Adoxa*

moschatellina; по шкале солевого режима почв (Tr) – для семи видов (*Myosotis sylvatica*, *Solidago virgaurea*, *Maianthemum bifolium*, *Moehringia lateriflora*, *Pyrola minor*, *Adoxa moschatellina* и *Trientalis europaea*); по шкале богатства почв азотом (Nt) – для 20 бореальных видов, по шкале кислотности почв (Rc) – для 15 таежных видов, по шкале переменности увлажнения (fH) – для 23 модельных видов, по шкале освещенности-затенения (Lc) – для семи исследуемых видов. Впервые определена потенциальная экологическая валентность для *Cicerbita alpina* и *Omalotheca norvegica* по десяти экологическим факторам Д.Н. Цыганова (1983). Исследования показали, что экологические потенции у большинства таежных видов наиболее полно реализуются на северной границе распространения этих видов: в Архангельской области и в центре ареалов: в Республике Марий Эл и в Республике Башкортостан, реже – в Республике Чувашия и в Московской области.

Анализ литературных источников (Акшенцев, 2006; Дорогова, 2009; Османова, 2009 и др.) и собственных результатов подтверждают возможность использования экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983) для получения достоверных характеристик местообитаний.

Рассмотрение диапазонов местообитаний опушечного таежного вида – *Solidago virgaurea* L. по отношению к различным экологическим факторам показал, что по шкале солевого режима почв (Tr) правая граница экологического диапазона у этого вида может быть расширена до 9,0 степени (богатых почв) в Республике Марий Эл (рис. 2).

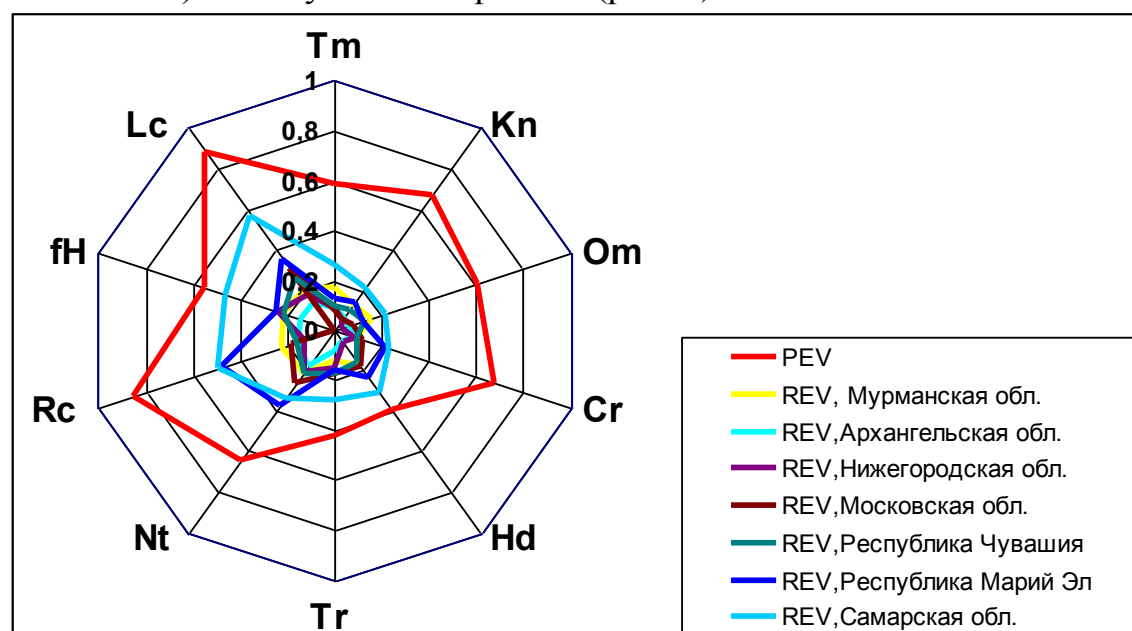


Рис.2. Характеристика фрагментов фундаментальных и реализованных экологических ниш *Solidago virgaurea* L.

Условные обозначения: Экологические шкалы Д.Н.Цыганова (1983): Тm – термоклиматическая, Кп – континентальности климата, Ом – омброклиматическая аридности-гумидности, Сг – криоклиматическая, Hd – увлажнение почвы, Tr – солевой режим почв, Nt – богатство почв азотом, Rc – кислотность почв, Lc – освещенность-затенение, fH – переменности увлажнения

Левая граница шкалы переменности увлажнения нами сдвинута до 2,46 (относительно устойчивого увлажнения), увеличена граница экологического диапазона по шкале переменности увлажнения (fH).

Результаты исследований ЦП золотарника обыкновенного свидетельствуют, что наибольшие значения коэффициента экологической эффективности, демонстрирующего реализацию экологических позиций, получены в Республике Марий Эл по шкале увлажнения Hd (79 %).

Для *Moneses uniflora* (L.) A.Grey. экологические характеристики местообитаний такие же, как в шкалах Д.Н. Цыганова (1983) (рис. 3).

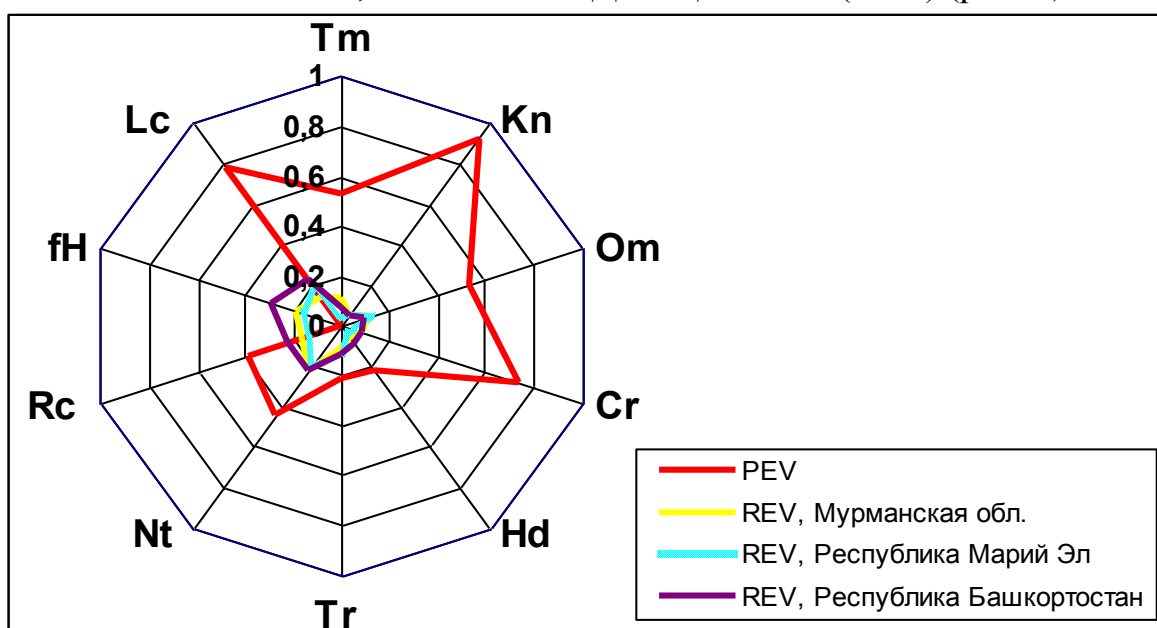


Рис. 3. Характеристика фрагментов фундаментальных и реализованных экологических ниш *Moneses uniflora* (L.) A.Gray

Условные обозначения: как на рис.2.

Отличие наблюдается только по шкале богатства почв азотом (Nt). Здесь полученные нами данные расширяют экологическую позицию вида вправо – в сторону увеличения действия фактора до 5,36 (до бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом почв) в Мурманской области и по шкале кислотности почв (Rc) до 7,10 балла (промежуточных между слабокислыми и нейтральными почвами) в Республике Башкортостан. Нами впервые определена отсутствующая экологическая позиция одноцветки крупноцветковой по шкале переменности увлажнения почв, которая составляет интервал от 3,00 (относительно устойчивого увлажнения) до 6,00 (промежуточного между слабо переменным и умеренно переменным увлажнением). Максимальные экологические возможности реализованы по шкале кислотности почв – 58%, для остальных факторов коэффициент экологической эффективности составляет от 10 % до 53 %.

Таким образом, в результате анализа 81 вида бореальной ЭЦГ выявлено:

- господство стеновалентных видов по шкалам: термоклиматической, омброклиматической, увлажнения почв, солевого режима почв и переменности увлажнения;
- доминирование мезовалентных растений по шкале кислотности почв;
- господство фракций эвривалентных растений по шкалам континентальности климата, криоклиматической, богатства почв азотом и освещенности-затенения;
- доминанты лесных и луговых фитоценозов, проявляющие высокую толерантность к большинству рассмотренных факторов, являются эврибионтами или гемиеврибионтами, реже – мезобионтами, а стено-валентные позиции у них встречаются по одному-двум факторам;
- мезобионтные виды, составляющие большинство в рассмотренной эколого-ценотической группе, объединяют признаки стено-, гемистено-, гемиеври- и эврибионтности при различных сочетаниях экологических позиций; эти виды занимают свободные места в фитоценозах;
- многие стенобионтные и гемистенобионтные виды, приспособленные к существованию в узких диапазонах по ряду экологических факторов, как правило, выступают в роли ассектаторов – сопутствующих видов, часто являясь редкими и исчезающими видами.

Принадлежность к различным жизненным формам, как и систематическое положение бореальных видов, не определяет степени их экологических адаптаций. Выяснение экологических позиций по шкале каждого фактора позволяет установить для каждого вида ограничивающие их распространение факторы.

ГЛАВА V. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ОНТОГЕНЕЗ ТАЕЖНЫХ РАСТЕНИЙ

В разделе 5.1. приводится краткий обзор литературных данных, посвященных изучению жизненных форм растений. Для ботанико-географического анализа биоразнообразия ЦП растений бореальной ЭЦГ нами использованы наиболее известные классификации жизненных форм Х. Раункиера (1905) и И.Г. Серебрякова (1962).

Согласно первой, в растительных сообществах с участием таежных видов господствуют гемикриптофиты – 56 видов (62,2 %). Далее за ними следуют фанерофиты – 21 вид (23,3 %) и хамефиты – пять видов (5,5 %). Криптофитов, которые представлены в этой группе, как геофитами, так и терофитами, немного – по четыре соответственно. Однако типы жизненных форм Х. Раункиера правильно относить только к генеративным растениям. Если проследить морфологические преобразования в онтогенезе, то можно наблюдать смену раункиеровских жизненных форм (Жукова, 2010). Например, у ряда деревьев, семена и проростки при подземном прорастании – криптофиты, далее гемикриптофиты (проростки и реже – ювенильные

растения); потом – хамефиты (имматурные, реже виргинильные), т.к. их подземные побеги вначале не превышают уровня снежного покрова. И только в позднем виргинильном состоянии или немного раньше особи деревьев становятся фанерофитами. Та же картина наблюдается у кустарников. У кустарничков и полукустарничков развитие происходит следующим образом: криптофиты, далее с имматурного или виргинильного состояния – гемикриптофиты, затем – хамефиты (рис. 4).

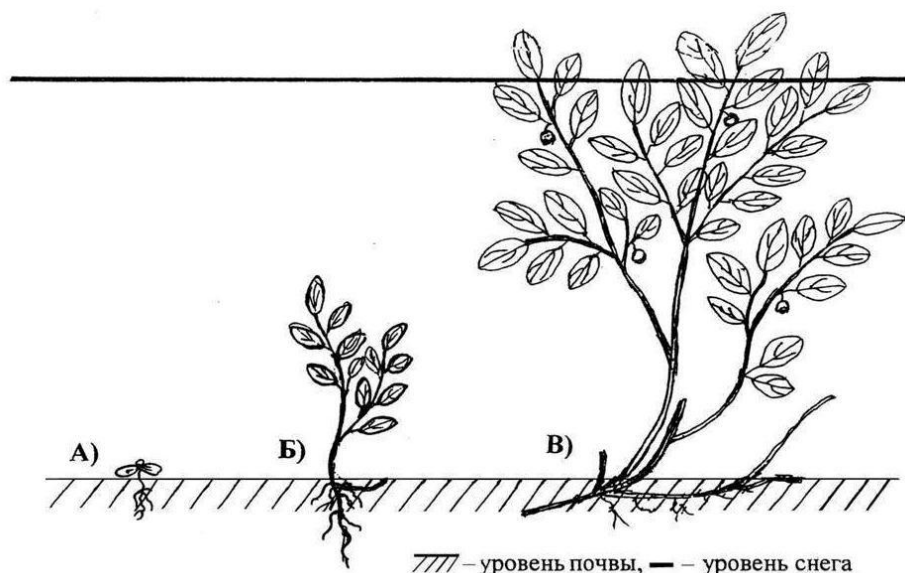


Рис. 4. Смена жизненных форм, предложенных Х. Раункиером, в онтогенезе *Vaccinium myrtillus* L.: А) – проростки (криптофиты), Б) виргинильные растения (гемикриптофиты), В) молодые генеративные растения (хамефиты)

И.Г. Серебряков (1962) в основу классификации жизненных форм положил характер побегообразования и продолжительность жизни скелетных осей, согласно которой выделены следующие группы растений (табл. 2). В бореальной ЭЦГ древесные растения представлены 26 видами деревьев, кустарников, кустарничков и полукустарничков, что составляет 28,9%. Среди них преобладают поликарпические травянистые растения – 60 видов (66,6%). Лидирующее положение занимает группа вегетативно-подвижных (наземно-ползучие, длиннокорневищные и столонообразующие) многолетники – 29,9%.

Они обладают максимальной способностью к вегетативному разрастанию и размножению (Серебряков, 1962). Второе место занимают короткокорневищные травы – 25,6%. В группу стержнекорневых растений входит только три вида; рыхлодерновинных – пять видов, плотнодерновинных – один вид – луговик извилистый (*Avenella flexuosa* (L.) Schur). Из группы клубнеобразующих растений также обнаружен один вид – неоттианта клубочковая (*Neottianthe cuculata* (L.) Schlechter). Группа монокарпических трав представлена четырьмя видами (*Cuscuta approximata* Bab., *Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum*, *Moehringia trinervia*).

Таблица 2. Спектр жизненных форм изученных таежных растений по классификации И.Г. и Т.И. Серебряковых (1962, 1981)

Отдел	Жизненная форма	Виды	
		Число видов	% от общего числа видов
А отдел Древесные растения	Деревья	12	13,4
	Кустарники	8	8,9
	Кустарниковая лиана	1	1,1
	Кустарнички	2	2,2
Б отдел Полудревесные растения	Полукустарнички	3	3,3
		26	28,90
В отдел Травянистые растения	Поликарпические:		
	стержнекорневые	3	3,3
	короткокорневищные	23	25,6
	длиннокорневищные	21	23,3
	рыхлодерновинные	5	5,6
	плотнoderновинные	1	1,1
	столонообразующие	3	3,3
	надземно-ползучие	3	3,3
	клубнеобразующие	1	1,1
	Монокарпические:	4	4,5
		64	71,10
Всего:		90	100,0

Таким образом, в результате экобиоморфологического анализа выявлено, что бореальная ЭЦГ, главным образом, состоит из травянистых поликарпиков; преобладающими являются вегетативно-подвижные жизненные формы, максимально приспособленные к специфическим условиям среды обитания.

Анализ видов растений разных жизненных форм бореальной ЭЦГ показал, что по индексу толерантности по климатическим факторам изученные ЦП деревьев и кустарников относятся преимущественно к стенобионтным и гемистенобионтным фракциям.

Травянистые растения могут жить в более разнообразных условиях климатических факторов, как под пологом леса, так и на открытых местообитаниях. Поэтому среди них преобладают эврибионтные и гемиеврибионтные виды

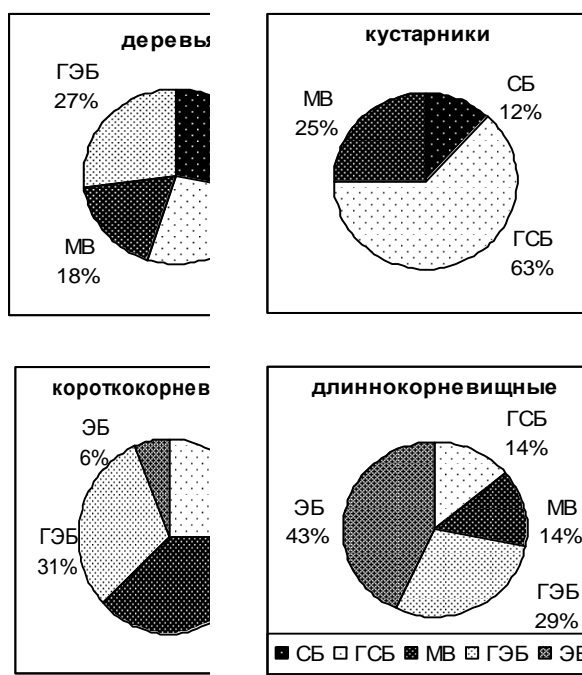


Рис. 4. Распределение растений разных жизненных форм бореальной ЭЦГ по индексу толерантности по климатическим факторам: СБ – стенобионты, ГСБ – гемистенобионты, МБ – мезобионты, ГЭБ – гемизэврибионты, ЭБ – эврибионты

В отличие от климатических факторов на распространение бореальных видов существенное влияние оказывают почвенные факторы. По этим факторам таежные виды занимают стенобионтные, гемистенобионтные или мезобионтные позиции (рис. 5).

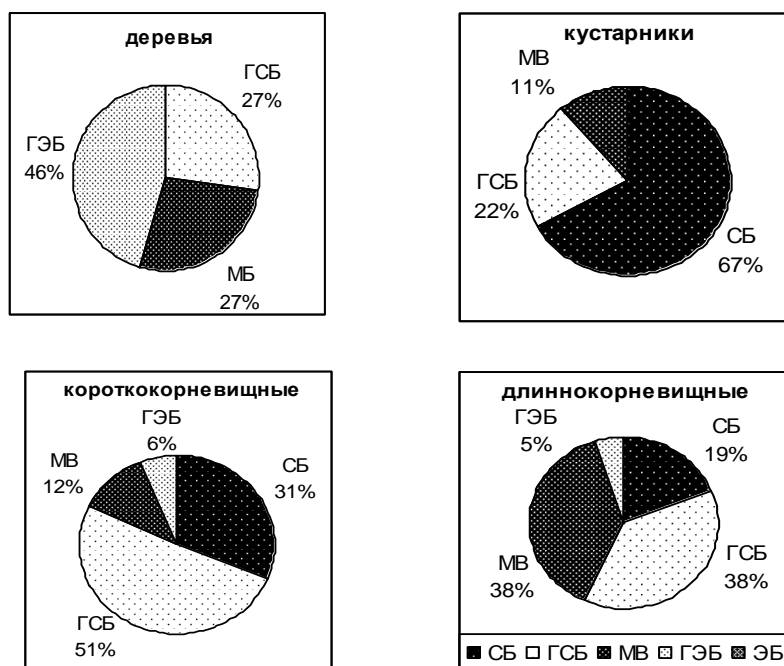


Рис. 5. Распределение бореальных видов растений разных жизненных форм бореальной ЭЦГ по индексу толерантности по почвенным факторам.
Условные обозначения: как на рис. 4

Долгое время термины «жизненная форма» и «биоморфа» считались синонимами. В настоящее время понятие «биоморфа», как и во многих современных работах, мы рассматриваем в несколько другом значении.

Различие пространственной структуры особей и степени их автономности привело к выделению трех типов биоморф (Ценопопуляции..., 1976; Смирнова, 1987): моноцентрического, явнополицентрического и неявнополицентрического. На примере длиннокорневищных папоротников, вербейника монетчатого (*Lysimachia nummularia* L.) и клевера ползучего (*Trifolium repens* L.) показано существование четвертого – ацентрического типа биоморф (Шорина, 1981; Паленова, 1993). В основу выделения типов биоморф положено пространственное расположение корней, побегов, почек возобновления, число центров закрепления, размеров фитогенных полей, распределение биомассы, активность расселения и дезинтеграция в онтогенезе изученных бореальных видов (табл. 3).

Таблица 3. Признаки-маркеры растений различных биоморф бореальной ЭЦГ

Тип биоморфы	Признаки-маркеры	Виды
Моноцентрический	Центр закрепления, размер фитогенного поля, особенности структуры побегов и главного корня, длительность жизни побега (ствола, форма и высота ствола, размеры кроны), количество генеративных органов, главного и боковых корней их размеры, число, диаметр.	<i>Larix sibirica</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>M. sylvaticum</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pinus obovata</i> , <i>Pinus sibirica</i> и др. Всего 11 видов
Явнополицентрический	Число и расположение рамет, размер фитогенных полей, направление роста, характер их отмирания, длительность жизни скелетных осей, особенности подземных органов – ксилоризомов, корневищ и корней.	<i>Abies sibirica</i> , <i>Lamium album</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , и др. Всего 50 видов
Неявнополицентрический	Число центров закрепления, число и расположение парциальных образований, направление роста, развитие надземных побегов, тип ветвления, формирование и развитие корневой системы, характер отмирания надземных и подземных частей;	<i>Crepis sibirica</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Viola biflora</i> , <i>Viola selkirkii</i> , Всего 26 видов.
Ацентрический	Отсутствие четко выраженных центров закрепления, развитие побеговой и корневой системы, длина годичного побега, в генеративном и постгенеративном периодах – соотношение процессов новообразования и старения.	<i>Lycopodium annotinum</i> , <i>Lycopodium clavatum</i> , <i>Hypersia selag.</i> Всего 3 вида

Различные типы биоморф таежных видов определяют популяционное разнообразие ЦП растений бореальной ЭЦГ.

Значительное разнообразие путей онтогенеза потребовало их классификации. В настоящее время выделено 2 надтипа, 5 типов и 4 подтипа онтогенеза (Жукова, 1988, 1995, 2002).

Исследованные нами таежные виды можно отнести к следующим вариантам: **I надтип**. Полный онтогенез осуществляется в жизни одного поколения – одной особи семенного происхождения.

A тип – вся программа онтогенеза завершается в жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения и наличием или отсутствием постгенеративного периода:

Подтип A1 свойственен для малолетников. Длительность существования одной особи составляет 1-3 года. Постгенеративный период отсутствует (*Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum*, *Moehringia trinervia*). Онтогенетические состояния в генеративном периоде соответствуют фенологическим фазам.

Подтип A2 характерен для некоторых стержнекорневых и короткокорневищных непартикулирующих таежных поликарпиков. Для этих видов длительность жизни семенной особи составляет более трех лет, как правило, они проходят постгенеративный период (*Aconitum lasiostomum*, *Delphinium elatum*, *Lactuca sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea abies*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Viola selkirkii*).

К **B типу** относятся некоторые короткокорневищные и рыхлодерновинные бореальные виды (*Actaea erythrocarpa*, *Cacalia hastata*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. lapponica*, *C. obtusata*, *Crepis sibirica*, *Viola biflora* и *V. selkirkii*). У этих растений полный онтогенез реализуется в одном поколении, есть постгенеративный период, возможна старческая партикуляция.

II надтип. Полный онтогенез осуществляется в ряду поколений вегетативно возникших особей.

B тип свойственен видам, у которых онтогенез семенной особи несколько сокращён, завершается старческой партикуляцией в g₃- и ss- состояниях (*Avenella flexuosa*).

G тип – онтогенез семенной особи неполный и заканчивается многократной партикуляцией в середине жизни – в g₁- или g₂- состояниях:

подтип Г1. Партикулы испытывают слабое омоложение на 1-2 онтогенетических состояния. Длительность их жизни неодинакова: максимально она продолжается от р – до ss- или s- (если нет повторной партикуляции); минимально – от g₁- до g₂- состояний, т.е. до наступления следующей партикуляции (у таежных растений нами не выделен).

подтип Г2 характерен для большинства таежных растений (длиннокорневищные, наземно-ползучие и столонообразующие). Партикулы сильно омолаживаются до j и im онтогенетического состояния и преобладают в клонах, где присутствие старых партикул незначительно.

D тип – полный онтогенез осуществляется в ряде поколений особей вегетативного происхождения. Онтогенез семенной особи неполный и очень

краток – до v- или g₁- состояний; последние образуют специализированные диаспоры (почки, клубни, луковицы) и прекращают своё существование (для таежных растений не характерен).

Следует отметить, что у некоторых бореальных видов в зависимости от экологических условий произрастания можно наблюдать различные варианты прохождения онтогенеза; например, у *V. selkirkii*, в сосняке разнотравном формируются короткокорневищные растения (Б тип), а в ольшанике разнотравном – стержнекорневые (Г тип). Это также увеличивает внутривидовое разнообразие и способствует выживанию ЦП в неблагоприятных условиях.

Таким образом, в бореальной ЭЦГ преобладают вегетативно-подвижные многолетники, у которых онтогенез проходит по Г₂ типу. Их доля составляет 56,7% (51 вид) от всех видов этой группы; 28,9% (26 видов) занимают таежные поликарпики, относящиеся к Б типу; 10,0% составляют девять стержнекорневых поликарпиков, у которых онтогенез проходит по А₂ типу; малолетники, живущие всего 1-3 года, занимают в бореальной группе 3,3% ; *Avenella flexuosa*, онтогенез которой протекает по В типу, составляет 1,1%.

ГЛАВА VI. ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ ГРУППЫ

В современной трактовке поливариантность онтогенеза этой группы можно представить 6 надтипами и 8 типами (Жукова, 2010).

У таежных растений нами выявлены следующие типы поливариантности онтогенеза: **I надтип – структурная поливариантность** – тип морфологической поливариантности онтогенеза; тип размерной поливариантности; **II надтип – динамический**, тип феноритмологический и **VI надтип – экологическая поливариантность онтогенеза**.

I надтип – структурная поливариантность. Различные проявления **морфологической поливариантности онтогенеза вегетативных органов** выделены нами у *Maianthemum bifolium*, *Moehringia lateriflora*, *Pyrola rotundifolia*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, для **генеративных органов** – у *Galium triflorum*, *Moehringia lateriflora*, *Trientalis europaea*. Морфологическая поливариантность вегетативных органов золотарника обыкновенного исследована нами в Мурманской и Самарской области, в Республике Марий Эл. Наши наблюдения подтверждают данные Т.А.Зайцевой (1979): у разновозрастных особей *S. virgaurea* наблюдается морфологическая поливариантность листьев. Изменение морфологических признаков идет вдоль широтного профиля по направлению от Кольского полуострова до центральной части ареала (Республика Марий Эл): увеличивается длина генеративного побега, число узлов до сложного соцветия, числа листьев и цветков в соцветии. В Самарской области

наблюдается изменение формы листовой пластинки и уменьшение числа цветков в соцветии (рис. 6).

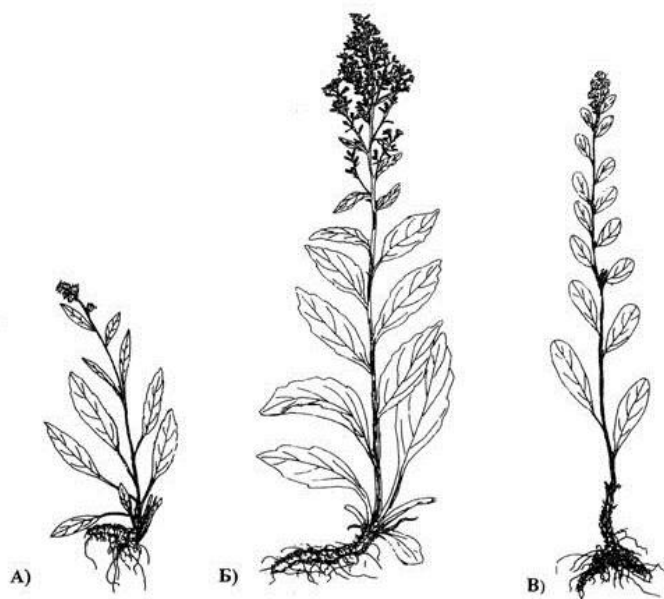


Рис. 6. Морфологическая поливариантность вегетативных органов средневозрастных генеративных растений *Solidago virgaurea* L.: А – Мурманская область, Б – Республика Марий Эл, В – Самарская область

Вероятно, это связано с изменением влияния климатических факторов: смены действия низких и более высоких температур, изменением напряжения радиации солнечной энергии, выпадением различного количества осадков (табл. 3).

В ЦП **мерингии бокоцветной**, исследованной нами в зоне экстенсивной рекреации на территории национального парка «Марий Чодра» обнаружены 47 различных вариантов проявлений морфологической поливариантности вегетативных и генеративных органов. Нами выявлено разное число и неодинаковое расположение цветков на побеге (рис. 7):

1 вариант. Различное расположение единственного цветка (от пазухи листа чешуевидных листьев до пазухи листа седьмой пары листьев); **2 вариант** – двухцветковые дихазии; **3 вариант** – многоцветковые дихазии (рис. 7). Чаще всего встречается вариация, когда единственный цветок выходит из пазухи листа третьей пары зеленых листьев, что составляет 11,7%. Расположение цветков на разной высоте и при цветении в разное время снижает конкуренцию опылителей (Злобин, 2009). В вегетативной сфере у этого вида нами выделены следующие морфологические варианты: образование парциальных побегов со сближенными узлами; крупные чешуевидные листья; узколанцетные листья; обратнойцевидные листья; листья на длинных черешках; редукция прицветных листьев.

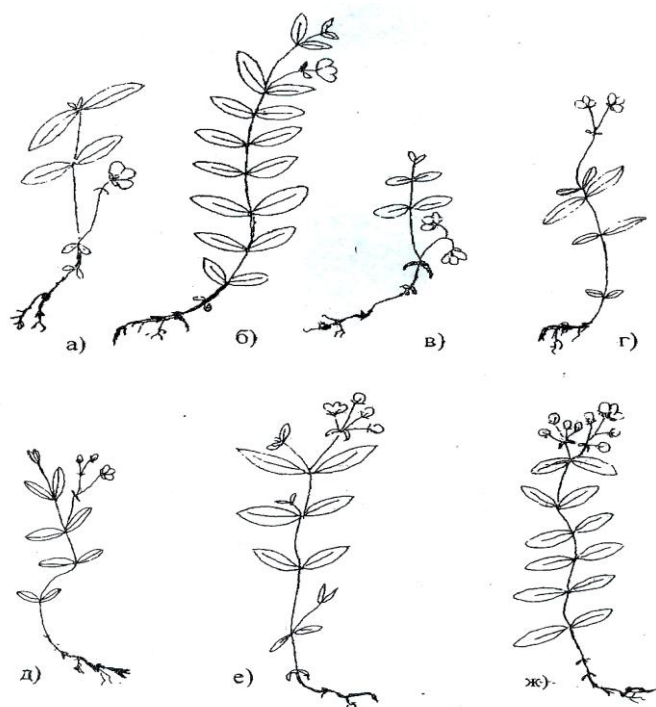


Рис. 7. Морфологическая поливариантность числа и расположения цветков *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl: а) один цветок из пазухи чешуевидного листа, б) один цветок из пазухи листа седьмой пары листьев, в) двухцветковый дихазий из пазухи чешуевидного листа, г) двухцветковый дихазий на верхушке побега, д) трехцветковый дихазий в пазухе листа третьей пары листьев, е) четырехцветковый дихазий в пазухе листа четвертой пары листьев, ж) 2 дихазия: верхушечный и боковой с 4 цветками каждый

Различные проявления морфологической поливариантности *M. lateriflora*, вероятно, связаны с действием комплекса экологических факторов, и необходимы специальные экспериментальные данные, показывающие их действие.

У длиннокорневищного поликарпика – *Pyrola rotundifolia* в антропогенно нарушенных лесных сообществах Республики Марий Эл выделены 66 форм листьев: округлые, овальные, почковидные, сердцевидные, яйцевидные и другие. Эти листья также отличаются по краю листовой пластинки и размерам. Наиболее часто встречаются округлые листья, они составляют 42,3% от всех описанных листьев. Кроме округлых листьев, нередко отмечается овальная форма, она составляет 15,4 %. Корреляционный анализ позволил выявить положительную связь числа округлых листьев в ЦП грушанки круглолистной со шкалами Tr и Nt; отрицательную зависимость числа овальных листьев от шкалы Lc (табл. 4).

Таблица 4. Показатели коэффициента Спирмена в ЦП *Pyrola rotundifolia* L.

ЦП вида	Признаки-маркеры	Valid N	Spearman R	t(N-2)	p-level
<i>Pyrola rotundifolia</i>	ок/Tr	8	0,730552	2,620577	0,039556
	ок/Nt	8	0,826362	3,594433	0,011443
	ов/Lc	8	-0,7545	-2,81604	0,030513

Примечание: Tr, Nt, Lc – экологические шкалы, ок – округлые листья, ов – овальные листья

Проявления морфологической поливариантности выявлены у растений всех онтогенетических состояний, но чаще всего они встречаются у виргинильных растений (56,5% листьев), что подтверждает данные Л.А. Жуковой (1995) и Е.А. Скочиловой (1999), о том, что общий процент встречаемости морфологической поливариантности значительно больше у молодых растений, чем у старых. И к концу онтогенеза сохраняются лишь варианты, способствующие лучшей адаптации организма к окружающей обстановке. В ивняке полевицевого выявлена наибольшая частота проявлений морфологической поливариантности листовой пластинки грушанки круглолистной (0,747).

Последствия проявлений морфологической поливариантности могут быть существенными для популяций. Например, аномалии в структуре цветков и образование неполноценных семян ведет к обеднению генофонда и сокращению численности популяции. Дополнительные способы вегетативного размножения за счет отделения рамет (например, у *Trientalis europaea*) ведут к увеличению плотности и изменению пространственной структуры популяции; изменение формы и размеров листа – к увеличению или уменьшению интенсивности фотосинтеза, что, в конечном счете, скажется на биомассе популяции. На повышение биомассы также оказывает влияние изменение числа фитомеров и числа побегов, что в дальнейшем может оказать существенное воздействие на внутривидовую или межвидовую конкуренцию.

Для изученных нами бореальных видов в антропогенно нарушенных сообществах характерны различные типы побегов: моно-, ди-, полициклические, ортотропные и плагиотропные, удлиненные и укороченные, розеточные, верхнерозеточные, верхне-полурозеточные, озимые, отбеги, коммуникационные корневища, ксилоризомы, подземные столоны, клубни. Разнообразие типичных побегов, включая некоторые проявления морфологической поливариантности дает широкий спектр морфоструктур исследуемых видов и увеличивает популяционное биоразнообразие. Можно предположить, что особые условия темной тайги (высокое увлажнение, небольшая освещенность, высокая кислотность почв и др.) ведут к увеличению проявлений морфологической поливариантности вегетативных и генеративных органов таежных растений.

В настоящее время основной морфологической единицей преобразования

считается зачаток фитомера побеговой системы, который состоит из элементов узла листа и пазушной почки. Изменение алгоритмов дифференциации любого из них приводит в дальнейшем к трансформациям морфологических структур.

Различные примеры проявления морфологической поливариантности показывают, что варианты преобразований у бореальных видов едины для вегетативной и генеративной сферы.

II надтип – динамический. Ритмологическая поливариантность изучена у *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Viola selkirkii*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Pyrola media*, *P. rotundifolia*, *Luzula pilosa*, *Cicerbita alpina* и *Trientalis europaea* в разных фитоценозах. Она проявляется по-разному: во-первых, в онтогенезе у g₁, g₂, g₃ групп; во-вторых, по годам, в третьих, в различных фитоценозах. Например, цветение и плодоношение разновозрастных особей черники (табл. 5).

Таблица 5. Феноспектры бутонизации, цветения и плодоношения разновозрастных особей *Vaccinium myrtillus* L. (в %) в исследованных фитоценозах национального парка Марий Чодра (Республика Марий Эл)

Фенофазы	22.05.96			22.05.97			22.05.98		
	g ₁			g ₂			g ₃		
	Бл	Оол	Олч	Бл	Оол	Олч	Бл	Оол	Олч
Б ₁	-	2,8	-	-	6,3	2,3	2,4	2,6	-
Б ₂	14,3	-	-	18,7	6,3	11,6	11,6	10,3	8,0
Ц ₁	6,1	2,8	21,4	4,9	81,3	20,9	20,9-	-	10,5
Ц ₂	79,6	94,3	78,6	76,4	6,3	65,1	65,1	64,5	81,5
Ц ₃	-	-	-	-	-	-	-	2,6	-
	27.05.96			27.05.97			27.05.98		
Б ₂	-	-	-	2,4	-	-	2,3	5,2	7,9
Ц ₁	-	-	21,4	-	-	3,9	-	-	10,5
Ц ₂	59,2	85,7	78,6	56,1	71,8	96,2	74,4	76,9	81,6
Ц ₃	40,8	14,3	-	40,7	28,2	-	23,3	17,9	-
П ₁	-	-	-	0,8	-	-	-	-	-
	4.06.96			4.06.97			4.06.98		
Ц ₂	-	-	-	0,8	-	-	-	33,3	-
Ц ₃	6,1	11,4	14,3	12,2	25,0	23,1	14,0	12,8	5,3
П ₁	93,9	80,0	85,7	84,6	62,5	48,1	86,0	23,1	36,8
Повр.	-	8,6	-	2,4	12,5	28,8	-	30,8	28,9

Примечание: Б₁ – начало бутонизации Б₂ – завершение бутонизации; Ц₁ – начало цветения; Ц₂ – полное цветение; Ц₃ – окончание цветения; П₁ – образование плодов; П₂ – окрашивание плодов; П₃ – полное созревание плодов; повр. – поврежденные плоды; g₁ – молодые генеративные, g₂ – средневозрастные генеративные, g₃ – старые генеративные растения, Бл. – березняк ландышевый, Оол. – осинник орляково-ландышевый, Олч. – осинник ландышево-черничный

В различных экологических условиях ритмологическая поливариантность носит приспособительный характер и увеличивает гетерогенность ЦП,

способствует адаптации растений для выживания в неблагоприятных условиях среды, обуславливает семенное возобновление и регулярность пополнения запасов семян в почве.

VI надтип – экологический. Отличие экологических позиций таежных растений в разных частях их ареалов по почвенным и климатическим факторам показано на примере ЦП тридцати видов (см. главу 4).

Различные проявления поливариантности онтогенеза увеличивают внутривидовое биоразнообразие и способствуют выживанию растений в неблагоприятных условиях.

ГЛАВА VII. ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ, ДИНАМИКИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Большинство исследованных ЦП таежных растений имеют левосторонний базовый спектр. Значительная часть (62,8 %) – молодые, нормальные, неполноценные с максимумами на виргинильной или имматурной группах. 13,8 % всех ЦП – зрелые, нормальные, большую их часть составляют ЦП длиннокорневищных и короткорневищных растений. Доля участия других типов ЦП незначительна. Регрессивные ЦП отсутствуют. Динамика ЦП *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium* и *Trientalis europaea* (в течение трех лет в трех фитоценозах) носит волнообразно-флюктуационный тип. Продуктивность ЦП бореальных видов определена нами у девяти видов. Наименьшая надземная, подземная и общая фитомасса выявлена у седмичника европейского, наибольшая – у черники. Таким образом, наибольший вклад в общую фитомассу из всех бореальных видов биоценоза вносят ЦП черники.

Анализ популяционной структуры ЦП бореальных видов показал, что их можно подразделить на угасающие, неустойчивые и перспективные по соотношению подроста и взрослой части ЦП, т. е. по индексам восстановления и замещения. Если индекс замещения равен 0, то такие ЦП следует относить к угасающим. Они составляют 6,6% от всех ЦП бореальной ЭЦГ. 80,6% – неустойчивые ЦП, у которых индексы меньше 1, и только 12,8% ЦП – перспективные с индексом замещения более 1 (табл. 6).

Таблица 6. Классификация ценопопуляций таежных растений по индексу замещения (I_z)

№ п/п	Типы ЦП	Количество ЦП (шт.)	% от общего числа ЦП
1.	Угасающие ($I_z = 0$)	19	6,6
2.	Неустойчивые ($I_z < 100 \%$)	232	80,6
3.	Перспективные ($I_z > 100 \%$)	37	12,8
Всего		288	100,0

Это реально доказывает, что таёжные сообщества, подвергаясь в настоящее время интенсивному антропогенному воздействию, не могут обеспечить ЦП входящих в них видов оптимальными условиями обитания. Это подтверждает и отсутствие регрессивных ЦП, которые должны завершать большую волну популяционных потоков (Уранов, 1975).

Для примера проведено сравнение онтогенетических спектров черники, майника двулистного и седмичника европейского. Исследования показали, что для каждого из трех видов различия между их ЦП статистически высоко значимы ($P < 10^{-4} - 10^{-6}$). Степень этого разнообразия можно сравнить, вычислив отношение значения χ^2 к соответствующему числу степеней свободы: чем больше эта величина, тем больше различаются онтогенетические спектры (табл. 7).

Таблица 7. Сравнение изменчивости онтогенетических спектров некоторых таежных видов

ЦП	Значение χ^2	Число степеней свободы, ν	χ^2/ν
<i>Vaccinium myrtillus</i>	508,7	102	5,0
<i>Maianthemum bifolium</i>	757,7	133	5,7
<i>Trientalis europaea</i>	1301,5	161	8,1

Это определяется, прежде всего, различной историей фитоценозов, занимающих различные экотопы, формирующихся в разное время и подвергавшихся различным антропогенным воздействиям. Особенности онтогенетической структуры таежных видов тесно связаны с экологическими условиями лесных фитоценозов: сильное затенение, рыхлая структурная почва. Незначительные колебания демографических параметров связаны с особенностями прохождения онтогенеза в различных экологических условиях. Для растений бореальной ЭЦГ характерно преимущественно вегетативное размножение, хотя потенциальная семенная продуктивность некоторых видов достаточно высока.

Заключение

Исследование ЦП тридцати бореальных видов показало многообразие жизненных форм и биоморф, проявляющееся у этой группы на разных этапах онтогенеза.

Широкое распространение и устойчивость ЦП большинства этих видов зависит от комплекса экологических факторов, внутривидового биоразнообразия, которое определяется различными проявлениями поливариантности индивидуального развития: морфологической и ритмологической поливариантности, а также поливариантности способов размножения, которое отмечается у большинства таежных видов.

Особое значение имеет морфологическая поливариантность со сменой типов побегов и корневых систем, высокой степенью изменчивости вегетативных и генеративных органов растений, и сменой семенного и вегетативного размножения (у *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *P. media*, *Maianthemum bifolium*, *Moehringia lateriflora*, *Myosotis sylvatica*, *Moneses uniflora*, *Orthilia secunda*, *Galium triflorum*, *Saussurea alpina*, *Viola epipsila*, *Adoxa moschatellina*, *Circaea alpina*, *Trientalis europaea*).

Кроме того, существенную роль играет выявленное многообразие онтогенетических спектров, среди которых преобладают молодые нормальные неполночленные ЦП с преобладанием вегетативного размножения.

Хозяйственная деятельность человека привела к сокращению и исчезновению многих ЦП таежных видов. Анализ популяционной структуры ЦП бореальных видов, согласно предложенной нами классификации показал, что большинство изученных ЦП являются неустойчивыми (80,6 %), 6,6 % – угасающими и только 12,8 % – перспективные.

Для сохранения и восстановления ЦП необходимо детальное изучение популяционной биологии всех бореальных видов, выяснение экологических позиций этих видов по шкале каждого экологического фактора, что не только продемонстрирует экологическое разнообразие ЦП исследуемых видов, но и позволит установить для каждого лимитирующие факторы, разработать мероприятия для восстановления ЦП таежных видов. Для угасающих ЦП необходим длительный мониторинг, подтверждающий этот статус.

Выводы

1. Бореальная ЭЦГ разнообразна в таксономическом и ботанико-географическом отношении. Она включает 90 видов сосудистых растений из 36 семейств и 73 родов, большинство из которых имеют обширные циркумбореальные ареалы и обитают в широком диапазоне эколого-ценотических условий лесных и экотонных сообществ. Более узкую экологическую амплитуду имеют арктические представители.

2. Фрагменты экологических ниш у 30 бореальных видов, составленные по характеристикам 10 климатических и почвенных факторов, имеют более широкие диапазоны по сравнению с показателями этих видов, приведенными в шкалах Д.Н. Цыганова (1983). По климатическим факторам среди них преобладают эврибиотные и гемиеврибионтные, а по почвенным – стенобионтные, гемистенобионтные или мезобионтные виды.

3. Для видов бореальной ЭЦГ, характерен широкий спектр жизненных форм Х. Раункиера, включающий фанерофитов, криптофитов, геофитов, с преобладанием гемикриптофитов (54,4 %). Это повышает биоразнообразие и устойчивость таежных сообществ.

4. Морфологическое разнообразие растений бореальной ЭЦГ согласно классификации И.Г. Серебрякова определяется наличием 26 видов древесных

растений, 60 видами поликарпических травянистых растений, 4 видами малолетников. Преобладающими жизненными формами являются вегетативно-подвижные травянистые многолетники, максимально приспособленные к специфическим условиям обитания в таежных лесах.

5. Анализ 90 исследованных видов бореальной ЭЦГ показал значительное разнообразие типов их онтогенезов. Наиболее распространенным типом онтогенеза, обеспечивающим значительное омоложение формирующихся рамет, является Г₂ тип (51 вид), менее часто встречается Б тип (26 видов) со старческой партикуляцией в постгенеративном периоде. Типы А₁ и А₂ при отсутствии партикул или всего постгенеративного периода отмечены значительно реже (10 и 3 вида соответственно).

6. Для всех изученных бореальных видов подробно описаны три типа поливариантности онтогенеза: морфологическая, ритмологическая и экологическая. Разнообразие их проявлений на разных этапах онтогенеза повышает неоднородность ЦП, способствует их длительному сохранению в составе таежных экосистем.

7. Предложена классификация ЦП, основанная на соотношении подроста и взрослой части, дающая возможность прогнозировать будущее ЦП. Онтогенетическая структура ЦП таежных видов, несмотря на разную длительность существования их генет, как моно-, так и полицентрических систем, сходна по многим показателям. Для бореальных видов характерны левосторонние, часто неполночленные онтогенетические спектры, преобладание молодых нормальных, неустойчивых ЦП, значительные колебания плотности, индексов восстановления и замещения, биопродуктивности.

Список опубликованных работ по теме диссертации:

Монографии

1. **Полянская Т.А.** Популяционное разнообразие травяно-кустарничкового яруса лесных фитоценозов национального парка «Марий Чодра» / Т.А. Полянская. – Йошкар-Ола: «Реклайн», 2006. – 151 с.

2. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова, **Т.А. Полянская**. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. – 386 с.

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:

1. **Полянская Т.А.** Экологические особенности, онтогенетическая структура и продуктивность ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) в национальном парке «Марий Чодра» (Республика Марий Эл) / Т.А. Полянская // Растительные ресурсы. – 2008. – Вып.2. – С. 41-49.

2. **Полянская Т.А.** Состояние ценопопуляций *Oxalis acetosella* L. в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // Вестник Московского государственного института леса. Лесной вестник. – Москва, 2009. – Вып.3. – С.38-42.

3. **Полянская Т.А.** Характеристика ценопопуляций *Pyrola rotundifolia* L. в республике Марий Эл / Т.А. Полянская, О.П. Ведерникова // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2010. – № 5 – С.104-110..

4. Жукова Л.А. Экологическое разнообразие бореальной лесной и бореальной опушечной эколого-ценотической группы лесных растений / Л.А. Жукова, Т.А. Полянская // Вестник Казанского государственного аграрного университета. – 2010. – №1 (15). – С.140-145.
5. Полянская Т.А. Экологическое разнообразие разных жизненных форм растений бореальной эколого-ценотической группы / Т.А. Полянская, Ю.А. Дорогова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2010, № 1 (3) (93). – С.5-11.
6. Полянская Т.А. Экологическая пластичность седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // Вестник Томского Государственного педагогического университета. – Томск, 2010. – Вып. 3 (93). – С. 5-11.
7. Полянская Т.А. Экологические особенности подземно-столоно-клубнеобразующих многолетников / Т.А. Полянская, И.Г. Криницын // Вестник Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова. – Кострома, 2010. – Т. 167, № 4. – С. 15-16.
8. Полянская Т.А. Ритмологическая поливариантность таежных видов растений /Т.А. Полянская, М.А. Полянская // Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология. – Тверь, 2011. – Вып. 23, № 20. – С. 105-116.
9. Полянская Т.А. Онтогенетическая структура ценопопуляций бореальных длиннокорневищных растений / Т.А. Полянская // Вестник Удмуртского государственного университета. – Ижевск, 2011. – Вып. 4. – С. 55-63.
10. Полянская Т.А. Экологическое разнообразие ценопопуляций ортилии однобокой (*Orthilia secunda* (L.) House) / Т.А.Полянская // Вестник Воронежского государственного университета. Серия Химия. Биология. Фармация. – 2012. – № 1. – С. 127-133.
11. Полянская Т.А. Экологическая поливариантность некоторых малолетних растений бореальной эколого-ценотической группы / Т.А. Полянская // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т.14, № 1 (7). – С. 1821-1824.
12. Полянская Т.А. Фитоценотическая приуроченность и онтогенетическая структура ценопопуляций *Solidago virgaurea* L. в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская, О.П. Ведерникова, Д.Ю. Самоукова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (7). – С. 1825-1829.

Статьи в научных изданиях:

1. Полянская Т.А. Ритм цветения и плодоношения некоторых доминантов лесных фитоценозов в национальном парке «Марий Чодра» /Т.А. Полянская, Э.В. Шестакова // Труды Марийского государственного технического университета. – 1997. – Вып. 35, № 2. – С. 131-133.
2. Полянская Т.А. Морфологическая поливариантность седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) в разных эколого-фитоценотических условиях / Т.А. Полянская, Э.В. Шестакова // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – Ч.1. – С. 232-233.
3. Полянская Т.А. Возрастная структура некоторых доминантов лесных фитоценозов в национальном парке «Марий Чодра» /Т.А. Полянская, Э.В. Шестакова, Л.А. Жукова // Экология и генетика популяций. – Йошкар-Ола: «Периодика», 1998. – С. 290-292.
4. Полянская Т.А. Методика фенологических наблюдений в лесных фитоценозах / Т.А. Полянская, Э.В. Шестакова // Современные проблемы учета и рационального использования природных ресурсов. Материалы докладов региональной научно-практической конференции. – МарГТУ, 1998. – С. 84-86.
5. Полянская Т.А. Возрастная структура черники обыкновенной в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А.Полянская // Материалы Республиканской научно-практической конференции «Молодежь и охрана природы». – Йошкар-Ола, 1999. – С. 74-75.

6. Полянская Т.А. Экологические особенности произрастания *Vaccinium myrtillus* L. в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // III Вавиловские чтения. Материалы конференции. – Йошкар-Ола, 1999. – С. 199-200.
7. Полянская Т.А. Феноритмотипы лесных фитоценозов в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // Труды VI -ой Международной конференции по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – Москва, 1999. – С.173-174.
8. Полянская Т.А. Ритмы цветения и плодоношения черники обыкновенной в лесных фитоценозах национального парка «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // Изучение и охрана биологического разнообразия природных ландшафтов Русской равнины. Материалы Международной научной конференции. – Пенза, 1999. – С. 130-131.
9. Полянская Т.А. Биологическое разнообразие фитоценозов и популяций таежных видов растений в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // Научные труды ГПЗ «Присурский». – Чебоксары – Атрат, 2000. – Т.3. – С. 89-90.
10. Полянская Т.А. Ритмы цветения и плодоношения некоторых доминантов лесных фитоценозов в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. Сборник научных трудов. – Москва – Самара, 2000. – С. 219-221.
11. Полянская Т.А. Онтогенез черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.) / Т.А.Полянская, Л.А. Жукова, Э.В. Шестакова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – С. 51-59.
12. Полянская Т.А. Онтогенез майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) W.F.Schmidt) // Т.А. Полянская, И.И. Леонтьева, Э.В.Шестакова, С.Я. Файзуллина // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – С. 210-215.
13. Полянская Т.А. Онтогенез седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.) / Т.А. Полянская, Л.А. Жукова, Э.В.Шестакова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. – Т. 2. – С. 234-240.
14. Прокопьева Л.В. Некоторые особенности организации ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. и *V. myrtillus* L. / Л.В.Прокопьева, Т.А. Полянская // Труды Международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений, посвященных 100-летию со дня рождения А.А.Уранова. – Москва, 2001. – С. 135-136.
15. Соловьева Н.В. Влияние экологических факторов на феноритмы *Betula pendula* Roth. и *Vaccinium myrtillus* L. // Н.В. Соловьева, Э.В.Шестакова, Т.А. Полянская / Там же. – С. 160-161.
16. Полянская Т.А. Фенология растительных сообществ / Т.А.Полянская // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России (Федеральный отчет за 1996-1997 г.г.).– М.:ВНИИ природы. – Вып.2, Ч.1. – 2001. – С. 432.
17. Полянская Т.А. Особенности возрастной структуры ценопопуляций таежных видов в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А.Полянская // Материалы V популяционного семинара «Популяция, сообщество, эволюция». – Казань: ЗАО «Новое издание», 2001. – С. 76-78.
18. Полянская Т.А. Ритмологическая поливариантность цветения и плодоношения таежных видов растений в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // Онтогенез и популяция. Сборник материалов III Всероссийского популяционного семинара. – Йошкар-Ола, 2001. – С. 154-156.
19. Полянская Т.А. Возрастная структура и динамика ценопопуляций *Oxalis acetosella* L. в национальном парке «Марий Чодра» / Т.А. Полянская // Сборник Материалов докладов VI Всероссийского популяционного семинара. – Нижний Тагил, 2003. – С. 131-132.
20. Закамская Е.С., Гетерогенность популяций кустарничков и полукустарничков / Е.С. Закамская, И.А. Головенкина, Т.А. Полянская // Ботанические исследования в

Азиатской России: Материалы XI Русского ботанического общества / – Новосибирск – Барнаул. – Изд-во: «Аз-Бука», 2003. – Т.2. – С.359-360.

21. **Полянская Т.А.** Особенности динамических процессов в ценопопуляциях бореальных видов в национальном парке «Марий Чодра» /Т.А. Полянская // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара. – Сыктывкар. – 2004. – Ч.1. – С. 169-170.

22. **Полянская Т.А.** Внутрипопуляционное разнообразие – один из факторов устойчивости травяно-кустарничкового яруса таежных лесов / Т.А. Полянская // Материалы Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». – Йошкар-Ола, 2004. – С. 166-167.

23. Краткая характеристика популяционной биологии константных видов травянистого покрова / А.А.Агафонова, Н.И. Шорина, О.В.Смирнова, Л.А.Жукова, **Т.А.Полянская**, О.П.Ведерникова, Э.В.Шестакова, Е.А. Скочилова, Г.О. Османова, Е.С. Закамская, Л.В. Прокопьева // Восточно-европейские леса: История в голоцене и современность / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов. – М: Наука, 2004. – Кн.1. – С. 224-256.

24. **Полянская Т.А.** Ритмика цветения и плодоношения *Trientalis europaea* L. в различных экологических условиях / Т.А. Полянская // Труды VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г.и Т.И. Серебряковых. – М. – 2004. – С. 200-201.

25. **Полянская Т.А.** Онтогенез грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) / Т.А. Полянская, О.Ю. Романова, О.П. Ведерникова // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола, 2004. – Т. 4. – С. 161-168.

26. **Полянская Т.А.** Онтогенез ортилии однобокой (*Orthilia secunda* L.) House / Т.А. Полянская, Н.В. Зуева, О.П. Ведерникова // Там же. – С. 174-185.

27. **Полянская Т.А.** Особенности морфологической поливариантности у *Maianthemum bifolium* (L.) W.F.Schmidt и *Trientalis europaea* L. в разных эколого-ценотических условиях / Т.А.Полянская // Материалы X школы по теоретической морфологии растений. Конструкционные единицы в морфологии растений. – Киров. – 2004. – С. 209-211.

28. **Полянская Т.А.** Особенности ритмов цветения и плодоношения ценопопуляций черники в национальном парке «Марий Чодра» /Т.А. Полянская // Проблемы комплексного развития Республики Марий Эл: Приложение № 6 к журналу «Регионология». – Саранск: НИИ Регионологии, 2005. – С. 231-235.

29. **Полянская Т.А.** Особенности онтогенеза бореальных видов растений в национальном парке «Марий Чодра» /Т.А. Полянская // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Материалы Международной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы. – Казань, 2006. – Ч. 2. – С. 117-118.

30. **Полянская Т.А.** Экологическая характеристика местообитаний грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) / Т.А. Полянская // Сборник материалов IX Всероссийского популяционного семинара «Особь и популяция – стратегия жизни». – Уфа, Издательский дом ООО «Вилли Окслер», 2006. – Ч. 2.– С. 314-318.

31. **Полянская, Т.А.** Ритмы сезонного развития некоторых лесных сообществ Национального парка «Марий Чодра» // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. – С.7- 32.

32. **Полянская Т.А.** Онтогенетическая структура и продуктивность ценопопуляций ортилии однобокой (*Orthilia secunda* (L.) House) и грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) в лесных фитоценозах национального парка «Марий Чодра» // Научные исследования в национальном парке «Марий Чодра». – Йошкар-Ола: Центр-Принт, 2007. – Вып. 3. – С. 31-41.

33. **Полянская Т.А.** Онтогенез линнеи северной (*Linnea borealis* L.) / Т.А. Полянская //

- Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – С.54-58.
34. Ведерникова О.П. Онтогенез золотарника обыкновенного (*Solidago virgaurea* L.) // О.П. Ведерникова, **Т.А. Полянская** // Там же. – С. 179-184.
35. **Полянская Т.А.** Онтогенез одноцветки крупноцветковой (*Moneses uniflora* L.) // Там же. – С. 230-235.
36. **Полянская Т.А.** Онтогенез яснотки белой (*Lamium album* L.) / Т.А. Полянская // Там же. – С. 240-246.
37. **Полянская Т.А.** Анализ экологической валентности видов растений бореальной эколого-ценотической группы / Т.А. Полянская // Актуальные проблемы геоботаники / Петрозаводск: КарНЦ РАН 2007. – С. 128-131.
38. **Полянская Т.А.** Экологические особенности, жизненность и жизнеспособность ценопопуляций *Circaea alpina* L. и *Galium triflorum* Michx. на особо охраняемых природных территориях / Т.А.Полянская // Материалы III Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола – Пушино, 2008 – С. 574-577.
39. **Полянская Т.А.** Онтогенетическое разнообразие ценопопуляций бореальных видов растений в Полярно-альпийском ботаническом саду / Т.А. Полянская // Материалы Международной конференции «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата» – Апатиты, 2009. – С. 14-15.
40. **Полянская Т.А.** Состояние ценопопуляций *Solidago virgaurea* L. на особо охраняемых природных территориях // Материалы Всероссийской конференции «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий». Бюллетень «Самарская Лука» – Самара, 2009. – Т. 4. – С. 89-90.
41. Жукова Л.А. Использование экологических шкал для оценки экологического разнообразия местообитаний популяций и сообществ / Л.А. Жукова, Ю.А. Дорогова, Н.В. Турмухаметова, М.Н. Гаврилова, **Т.А. Полянская**, Е.В. Акшенцев // Отечественная геоботаника: Основные вехи и перспективы: Материалы Всероссийской конференции. – Санкт-Петербург, 2011. – Т. 2. – С. 351-354.
42. **Полянская Т.А.** Экологическое разнообразие модельных видов растений бореальной эколого-ценотической группы / **Т.А. Полянская** // Там же. – С. 447-450.
43. Турмухаметова Н.В. Фенологическая поливариантность растений в природной и антропогенно измененной среде / Н.В. Турмухаметова, Е.В. Акшенцев, **Т.А. Полянская**, Л.А. Жукова // Актуальные проблемы современной биоморфологии / Под ред. Н.П. Савиных. – Киров: Изд-во ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. – С. 487-494.
44. **Полянская Т.А.** Использование экологических шкал Д.Н.Цыганова для оценки местообитаний ценопопуляций некоторых бореальных растений // Т.А. Полянская // Биоразнообразие; проблемы изучения и сохранения. Материалы Международной конференции. – Тверь: ТвГУ, – С. 58-60.